

УДК 576.895.122

СТРОЕНИЕ ГЛОТКИ ТРЕМАТОД И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ТРЕМАТОДА С ТУРБЕЛЛЯРИЯМИ

Б. И. Иоффе, Г. К. Чубрик

На светооптическом уровне исследовано строение глотки 11 видов трематод (1 — из *Aspidogastrea*, 9 — из разных групп *Prosostomata*, 1 — из *Gasterostomata*). Выделены особенности, типичные для трематод, часть из них — отсутствие продольной мускулатуры в стенке глоточного канала, отсутствие глоточных желез — связывается с паразитизмом. Сохранение у *Gasterostomata* розетковидной глотки, а также некоторые особенности строения глотки у трематод в целом свидетельствуют в пользу их сближения с рабдоцелоидными турбелляриями, имеющими розетковидную глотку, т. е. с *Typhloplanoida*, а не с *Dalyellioida*.

Организация трематод (включая классы *Trematoda* и *Aspidogastrea*), в частности наличие у них массивной глотки, позволяет считать, что по происхождению трематоды связаны с прямокишечными турбелляриями (отряд *Neorhabdocoela*). В большинстве учебников, руководств по зоологии и специальных работ (Беклемишев, 1964; Ах, 1984; Ehlers, 1986, и др.) можно также найти утверждение, что предками трематод были прямокишечные турбеллярии подотряда *Dalyellioida*, характеризующегося удлинённой, направленной вперед глоткой с ротовым отверстием на переднем конце тела. В частности, Оденинг (Odening, 1984) также говорит о близости трематод к *Dalyellioida*, хотя на приводимой им филогенетической схеме трематоды явно стоят ближе к подотряду *Typhloplanoida*. Основанием для этой схемы, по-видимому, послужило строение *Gasterostomata*, которое плохо согласуется с представлением о родстве трематод с далиеллиоидными турбелляриями. В систематике и филогении турбеллярий наряду с типом строения глотки важную роль играют и другие ее особенности (Karling, 1974; Иоффе, 1981, и др.), но строение глотки трематод и, в частности *Gasterostomata*, в деталях остается малоизученным (Гинецинская, 1968, и др.). Цель настоящей работы — частично восполнить этот пробел.

Изучение строения глотки проводилось на парафиновых срезах, окрашенных азановым методом по Гейденгайну и по Маллори. Всего исследовано 11 видов: *Gasterostomata*: *Prosorhynchus squamatus* Odhner, 1905 (*Bucephaliidae*); *Prosostomata*: *Steringophorus furciger* (Olsson, 1868) (*Echinostomatidae*), *Fasciola hepatica* Linn., 1758 (*Fasciolidae*), *Derogenes varicus* (Müller, 1784) (*Hemiuridae*), *Fellodistomum felis* (Olsson, 1868) (*Fellodistomatidae*), *Paralecithodendrium nyctali* (Gvosdev, 1954) (*Lecithodendriidae*), *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791), *Haematoloechus variegatus* (Rud., 1819) (*Plagiorchiidae*), *Mammorchipedium isostomum* (Rud., 1819) (*Orchipedidae*), *Encyclometra colubrimurorum* (Rud., 1819) (*Encyclometridae*); *Aspidogastrea*: *Aspidogaster conchicola* Baer, 1827 (*Aspidogastriidae*).¹

¹ Авторы благодарят Т. А. Тимофееву, предоставившую в их распоряжение препараты по *A. conchicola*, И. М. Подвязную, обеспечившую материалом по *P. nyctali*, и Е. Е. Корнакову, обратившую внимание на этот вид.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Gasterostomata.

Как и у всех *Gasterostomata*, ротовое отверстие располагается у *Prosorhynchus squamatus* в средней части тела. Вокруг рта, как и по остальному телу, кожная мускулатура имеет обычное для трематод строение (рис. 1, а): под базальной мембраной погруженного эпителия располагаются тонкие кольцевые мышечные волокна, глубже лежат более мощные продольные, далее — диагональные мышечные волокна. К глотке ведет короткий ротовой канал, в стенке которого имеются только кольцевые мышечные волокна. В дистальной части ротового канала из его эпителия исчезают шипики, свойственные покровному эпителию. Проксимальная часть передней стенки ротового канала образует своеобразный губовидный вырост, на котором открываются протоки многочисленных желез с белковым секретом. Тела секреторных клеток лежат позади глотки и по бокам от нее (рис. 2, в; см. вклейку). Размеры их невелики (10—15 мкм), но общий объем даже превышает объем глотки.

Глотка имеет шаровидную форму и направлена вентрально. Диаметр может достигать 150 мкм (при длине червей около 2 мм). Глоточный карман и наружная стенка глотки отсутствуют. Эпителий глоточного канала несет на поверхности многочисленные мелкие пальцевидные выросты. Под его базальной мембраной располагаются мощные кольцевые мышечные волокна, продольная мускулатура отсутствует.

Внутри глотки располагаются радиальные мышечные волокна и немногочисленные ядра, окруженные небольшой клеточной территорией неправильной формы, окрашивающейся более активно, чем окружающая паренхима. Глоточные железы не выявляются.

Во внутренней стенке глотки (отделяющей ее от паренхимы) под пограничной пластинкой лежит однорядный слой продольных мышечных волокон, далее такой же слой кольцевых волокон. Снаружи к пограничной пластинке прилежит дополнительная мускулатура глотки, имеющая вид особого слоя продольных волокон. Последние крепятся к стенке тела вблизи ротового отверстия и к дистальной границе губовидного выроста на передней стенке ротового канала, а также к дистальной части пищевода. По всей вероятности, здесь имеются волокна двух типов. Одни из них должны связывать глотку с пищеводом, выполняя функцию ретракторов глотки и дилататоров пищевода, другие — идти от глотки к ротовому каналу и рту, функционируя как протракторы глотки и дилататоры ротового канала. Замыкание ротового канала осуществляется его кольцевой мускулатурой. Мышечные волокна, идущие от дистального конца задней стенки глотки и от дистальной части губовидного выроста передней стенки ротового канала к области ротового отверстия, также должны способствовать замыканию рта и ротового канала.

Пищевод хорошо развит, эпителий его по виду не отличается от такового глоточного канала. Вокруг границы глотки и пищевода располагаются многочисленные клетки, представляющие собой тела погруженного эпителия глоточного канала и пищевода (рис. 2, в). Под базальной мембраной эпителия пищевода лежит слой кольцевых мышечных волокон, далее слой мощных продольных волокон, вероятно, участвующих также в ретракции глотки. Небольшая мешковидная кишка отличается необычайно сильным для плоских червей развитием базальной мембраны и мышечной обкладки, состоящей из кольцевых и расположенных снаружи от них продольных мышечных волокон.

Prosostomata и *Aspidogastreae*. Как известно, пищеварительная система *Prosostomata* открывается наружу через ротовую присоску, расположенную на переднем конце тела. Глотка отделена от нее трубковидной предглоткой или же последняя развита слабо, так что глотка открывается практически непосредственно в ротовую присоску. Поэтому глотка у *Prosostomata*

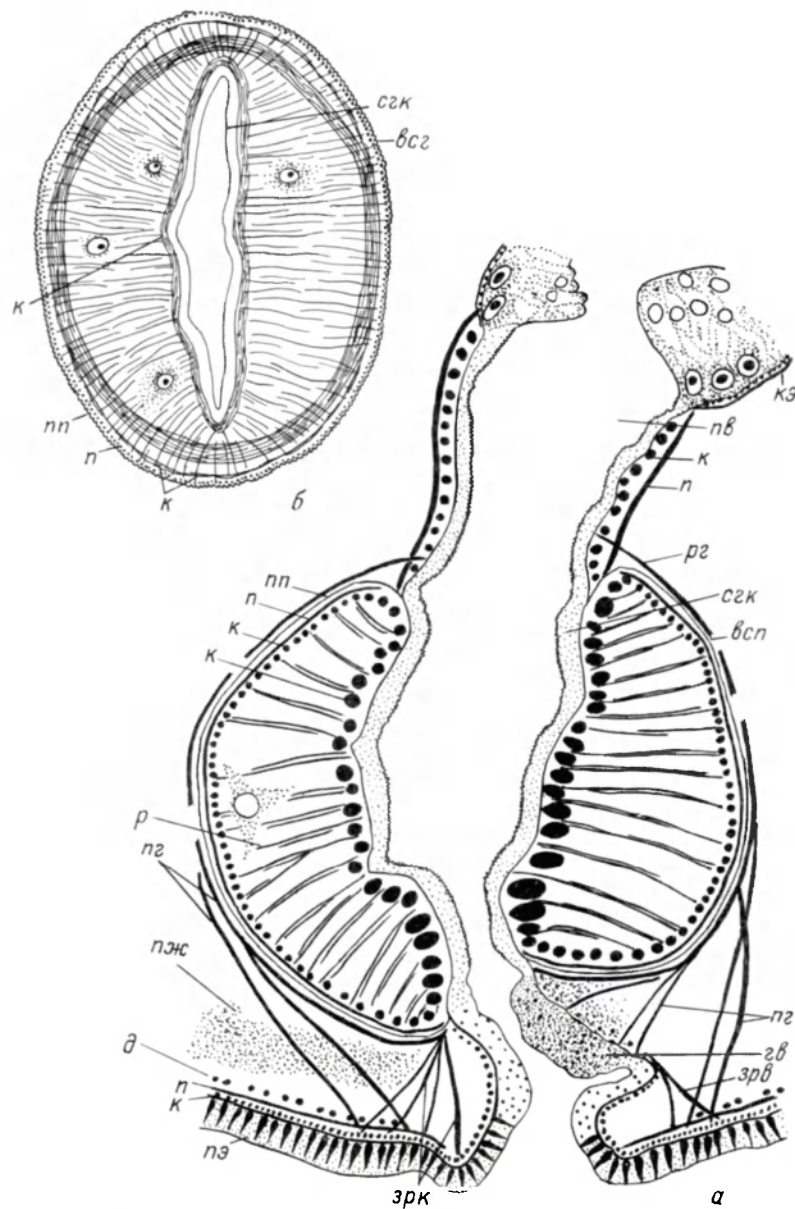


Рис. 1. Строение глотки *P. squamatus* (а) и *F. hepatica* (б), а — на продольном срезе, б — на поперечном срезе.

всг — внутренняя стенка глотки; гв — губовидный вырост передней стенки ротового канала; д — диагональные мышечные волокна; зрк — замыкатели ротового канала; к — кольцевые мышечные волокна; кэ — кишечный эпителий; л — продольные мышечные волокна; лв — пищевод; лг — протракторы глотки; лж — протоки желез ротового канала; лп — пограничная пластинка внутренней стенки глотки; лэ — покровный эпителий; р — радиальные мышечные волокна; рг — ретракторы глотки; сгк — стенка глоточного канала.

в целом всегда направлена более или менее вперед. Форма ее несколько вытянутая (как у *Fasciola hepatica*) или сферическая.

Строение глотки у всех изученных видов оказалось очень сходным. Наружная стенка глотки отсутствует. Просвет глотки в зависимости от вида имеет округлое сечение либо сплюснут в дорсовентральном или сагиттальном направ-

лениях. Ядра в эпителиальной пластинке глоточного канала и пищевода всегда отсутствуют, клеточные тела эпителия глоточного канала и пищевода (как это хорошо видно, например, у *F. hepatica* и *Fellodistomum felis*) собраны вне глотки на ее границе с пищеводом (рис. 2, *г, д*). В стенке глоточного канала под базальной мембраной эпителия имеются только кольцевые мышечные волокна. Радиальная мускулатура глотки всегда хорошо развита, ядра с окружающей их небольшой цитоплазматической территорией также всегда выявляются внутри глотки. У *Paralecithodendrium nyctali* цитоплазма вокруг части ядер окрашивается очень интенсивно и дает длинные, направленные к глоточному каналу отростки, что наводит на мысль о секреторной функции. Однако никаких признаков выведения секрета сквозь эпителий глоточного канала обнаружить на препаратах не удалось. Глоточных желез ни у одного из изученных не найдено. У *F. felis* оказалась хорошо заметной и пара нервов, осуществляющих иннервацию глотки. Они входят в глотку вблизи ее заднего конца, прободая внутреннюю стенку глотки дорсолатерально.

Во внутренней стенке глотки под пограничной пластинкой лежат продольные, глубже — кольцевые мышечные волокна (рис. 2, *а, б, е*). Продольный слой мышечных волокон всегда однорядный и явно уступает кольцевому по развитию, но среди изученных форм его вовсе не удалось выявить только у *Steringophorus furciger*. Кольцевой мышечный слой обычно мощный и многорядный. Среди исследованных видов явно однорядным он оказался только у *S. furciger*, у которого представлен весьма мощными мышечными волокнами, и у *F. felis*. Последний вид представляет единственный случай, когда продольная и кольцевая мускулатура внутренней стенки глотки развиты в равной степени. Наиболее своеобразное строение мускулатуры внутренней стенки глотки свойственно *Fasciola hepatica*. У этого вида глотка сплюснута с боков; в боковых ее частях мощный слой кольцевых волокон проходит вблизи от продольных. Дорсально и вентрально такое положение сохраняет лишь небольшая часть мышечных волокон, остальные же заметно отклоняются в толщу глотки, что, вероятно, обеспечивает смыкание стенок щелевидного глоточного канала (рис. 1, *б*).

Снаружи от пограничной пластинки внутренней стенки глотки располагается дополнительная мускулатура глотки, обычно имеющая вид относительно редких, но мощных продольных мышечных волокон (или пучков волокон), гораздо больших по диаметру, чем продольные волокна самой внутренней стенки глотки. От дистальной части глотки они тянутся к ротовой присоске или предглотке, а от проксимальной части глотки переходят на пищевод. Таким образом, они в значительной степени функционируют как протракторы глотки (дилататоры предглоточного отдела пищеварительного тракта) и ретракторы глотки (дилататоры пищевода) соответственно. У одних видов дополнительная мускулатура выявляется по всей длине глотки, у других, например у *Mammorchipedium isostomum*, она крепится вблизи от концов глотки и на большем ее протяжении отсутствует.

В стенке пищевода продольные мышечные волокна всегда лежат снаружи от кольцевых. Степень развития пищевода и мускулатуры его стенок у разных видов очень различна. Четко выраженный пищевод с хорошо развитой мускулатурой описанного строения представлен, например, у *Steringophorus furciger* и *Opisthioglyphe ranae*, а у *F. felis* пищевод короткий. У *Pn. variegatus* эпителиальная выстилка, сходная с эпителием глоточного канала (и совершенно отличная от непогруженного кишечного эпителия), а также типичная мышечная обкладка распространяются даже далеко за зону бифуркации.

Глотка *Aspidogaster conchicola* характеризуется тем, что просвет ее существенно сплюснут в сагиттальном направлении и продольные мышечные волокна сохраняются только в латеральных частях внутренней стенки. В остальных отношениях она полностью соответствует тому, что было сказано выше о *Prostomata*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные виды представляют все три основные филогенетические ветви трематодных плоских червей (класс *Aspidogastrea* и оба подкласса *Trematoda*), причем единственная богатая видами группа *Prosostomata* представлена в обсуждаемом материале видами из разных, далеких друг от друга в филогенетическом отношении групп семейств. Несмотря на различия в положении и ориентации глотки, строение этого органа оказалось очень сходным у всех изученных видов. Таким образом, полученные данные позволили выделить некоторые типичные для глотки трематод черты. Большинство из них оказалось свойственным также глотке трематод, изученных на других стадиях жизненного цикла — церкарии *Neophasis lageniformis* и редии *Parorchis acanthus* (Køie, 1973; Rees, 1983).

1. У трематод отсутствуют продольные мышечные волокна в стенке глоточного канала. Этот признак представляет собой характерную особенность симбиотических плоских червей. В отличие от свободноживущих турбеллярий продольных мышечных волокон в стенке глоточного канала нет также у ряда симбиотических *Neorhabdocoela* (Беклемишев, 1916), удонеллид (Корнакова, 1985) и моногеней (Иоффе и др., 1987). Их редукция явно связана с тем, что глотка перестает быть органом захвата и удержания добычи; функция ее в основном сводится к перистальтическому накачиванию более или менее гомогенной пищи в кишку. Кольцевая мускулатура глоточного канала, напротив, получает мощное развитие.

2. Ни в одном случае не было найдено и глоточных желез, представляющих собой обязательный элемент глотки большинства плоских червей. Лишь у *Paralecithodendrium nyctali* об их отсутствии нельзя говорить с полной уверенностью. В глотке редии *P. acanthus* были обнаружены клеточные отростки с секретом (Rees, 1983), но ни тела желез, ни место выведения секрета выявить не удалось. Глоточных желез нет также у некоторых симбиотических *Neorhabdocoela* (Беклемишев, 1916) и некоторых моногеней (Rohde, 1975; Иоффе и др., 1987, и др.). Их отсутствие у симбиотических плоских червей в первую очередь кажется связанным с усилением секреторной активности передних отделов пищеварительного тракта, приводящим к мощному развитию предглоточных желез (как у *Prosorhynchus squamatus*), желез пищевода (многие моногенеи — см. Williams, 1960; Корнакова, 1983; Иоффе и др., 1987, и др.) или клеточных тел погруженного эпителия глоточного канала и пищевода, которые, в частности и у трематод, также могут проявлять секреторную активность (Shannon, Vogitsh, 1969; Hockley, 1973, и др.). Эти образования по объему нередко превосходят глотку, часто имеющую у паразитических платод небольшие размеры.

3. Расположение в средней части тела, сферическая форма и вентральная ориентация глотки *Gasterostomata* не позволяют отнести ее к категории бочонковидных глоток, свойственных *Dalyellioida*. Напротив, редукция глоточных желез, связанная с симбиотическим образом жизни, и концентрация клеточных тел погруженного эпителия глоточного канала на границе глотки и пищевода, представляющая одну из черт строения, возникающих независимо в массивных глотках различных типов (здесь следует учесть, что эктодермальный эпителий трематод вообще становится погруженным) не препятствуют ее рассмотрению как специализированной розетковидной глотки. Сохранение у *Gasterostomata* розетковидной глотки не позволяет считать, что свободноживущие предки трематод уже имели бочонковидную глотку.

4. Как отмечалось выше, у трематод продольные мышечные волокна внутри от пограничной пластинки внутренней стенки глотки могут отсутствовать. Такое строение внутренней стенки показано для глотки редии *Parorchis acanthus* (Rees, 1983) и для мариты *Steringophorus furciger*. Можно ожидать, что оно встречается у трематод нередко, а в настоящем исследовании найдено только

у одного вида, поскольку для работы специально отбирались формы с крупной, хорошо развитой глоткой, что для трематод не является правилом. У свободноживущих турбеллярий отсутствие продольных мышечных волокон под пограничной пластинкой внутренней стенки встречается и в розетковидных глотках (у *Kalyptorhynchia*), но для бочонковидных глоток свободноживущих *Neorhabdocoela* их утрата составляет характерную тенденцию. Такие продольные волокна отсутствуют, например, у *Provorticidae*, а также у *Phaenocora* (*Typhloplanoida*), независимо приобретающей глотку бочонковидной формы (Luther, 1921; Karling, 1940; наблюдения первого из авторов). Таким образом, сохранение продольной мускулатуры под пограничной пластинкой внутренней стенки глотки у достаточно широкого круга марит трематод указывает, что их утрата происходила уже в пределах этой группы и в определенной мере также свидетельствует против сближения трематод с *Dalyellioida*.

5. Сказанное выше означает, что глотка бочонковидного типа должна была сформироваться у трематод из розетковидной по крайней мере дважды: у *Aspidogastrea* и у *Prosostomata*. Подобное преобразование действительно неоднократно происходило у разных свободноживущих турбеллярий, а для симбиотических плоских червей оно особенно характерно: например, у моногеней формирование вытянутой вдоль своей оси и направленной вперед глотки прослеживается независимо в разных семействах (Иоффе и др., 1987). Напротив, предположение о вторичном образовании глотки *Gasterostomata* из глотки бочонковидного типа не находит аналогии и представляется совершенно невероятным.

6. Данные по строению других систем органов у трематод и турбеллярий не дают ни фактов, которые препятствовали бы сближению трематод с *Typhloplanoida*, ни существенных признаков сходства между *Trematoda* и *Dalyellioida*. Указанию на отсутствие в обеих группах двужелезистых прикрепительных органов (Ehlers, 1986) трудно придавать большое значение, поскольку, во-первых, функцию прикрепления у марит трематод берут на себя более эффективные органы мышечной природы и, во-вторых, среди *Neorhabdocoela* двужелезистые прикрепительные органы выявлены пока лишь у нескольких видов, так что судить о широте их распространения в настоящее время невозможно.

Вопреки мнению Беклемишева (1964), строение нервной системы трематод также не свидетельствует в пользу их сближения с *Dalyellioida*. Нервная система имеет у различных трематод разное строение (Rohde, 1968a, 1968b; Тимофеева, 1971; Котикова и др., 1985, и др.), причем обычно — особенно у *Gasterostomata* (Котикова и др., 1984) — более примитивное, чем у свободноживущих *Dalyellioida*, у которых она характеризуется значительной концентрацией проводящих путей (Luther, 1955).

7. Резюмируя все сказанное выше, нельзя не сделать вывод, что мнение о близости трематод к турбелляриям подотряда *Dalyellioida* оказывается совершенно неоправданным. Свободноживущие предки трематод должны были обладать розетковидной глоткой. В соответствии с принятой в настоящее время системой отряда *Neorhabdocoela* среди прямокишечных турбеллярий трематод можно сближать только с подотрядом *Typhloplanoida*.

Л и т е р а т у р а

- Беклемишев В. Н. О паразитных турбелляриях Мурманского моря. I. *Rhabdocoela*. — Тр. Петрогр. о-ва естествоиспыт., 1916, т. 45, вып. 4, с. 1—78.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М., Наука, 1964. 432 с.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., Наука, 1968. 411 с.
- Иоффе Б. И. Строение и филогенетические связи темноцефалид (*Turbellaria*). — Зоол. журн., 1981, т. 60, вып. 5, с. 661—672.
- Иоффе Б. И., Слюсарев Г. С., Тимофеева Т. А. Строение глотки моногеней и их филогенетические связи с турбелляриями. — Паразитология, 1987, т. 21, вып. 3, с. 472—481.

- Корнакова Е. Е. Строение передних отделов пищеварительной системы некоторых представителей диплозоин (Monogenea: Diplozoidae). — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1983, т. 31, с. 95—109.
- Корнакова Е. Е. Строение пищеварительной системы *Udonella murmanica* и филогенетические связи удонеллид. — Паразитология, 1985, т. 19, вып. 2, с. 206—213.
- Котикова Е. А., Иоффе Б. И., Руновская И. В. Нервная система *Prosorhynchus squamatus* (Trematoda: Vucephalidae). — Паразитология, 1984, т. 18, вып. 5, с. 408—412.
- Котикова Е. А., Иоффе Б. И., Резник Г. К. О строении нервной системы мариты трематод (в связи с вопросом об изменениях нервной системы плоских червей при переходе к паразитизму). — В кн.: Простые нервные системы. Ч. 1. Казань, Казан. гос. ун-т, 1985, с. 105—107.
- Тимофеева Т. А. Строение нервной системы *Aspidogaster conchicola*. К. Baer, 1927 (Trematoda, Aspidogastrea). — Паразитология, 1971, т. 5, вып. 6, с. 517—523.
- Ах Р. Das Phylogenetisches System. Stuttgart—N. Y., Gustav Fischer, 1984. 349 S.
- Ehlers U. Comments on a phylogenetic system of Platyhelminthes. — Hydrobiologia, 1986, vol. 132, p. 1—12.
- Hockley D. Y. Netrastructure of the tegument of *Schistosoma*. — Advances in Parasitology, 1973, vol. 11, p. 233—305.
- Luther A. Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. — Acta soc. Fauna et Flora Fennica, 1921, Bd 48, N 1, S. 1—59.
- Luther A. Die Dalyelliiden (Turbellaria, Neorhabdocoela). — Acta zool. Fenn., 1948, N 87, S. 1—337.
- Karling T. G. Zur Morfologie und Systematik der Alloecoela Cumulata und Rhabdocoela Lecithophora (Turbellaria). — Acta zool. Fenn., 1940, N 26, S. 1—260.
- Karling T. G. On the anatomy and affinities of the turbellarian orders. — In: Biology of the Turbellaria, N. Y., McGraw-Hill, 1974, p. 1—16.
- Køie M. The ultrastructure of the caecal epithelium of the intraredial cercaria of *Neophasis lageniformis* (Lebour, 1910) (Digenea: Acanthocolpidae). — Z. Zellforsch. micr. Anat., 1973, Bd 139, H. 3, S. 405—416.
- Odening K. Stamm Plathelminthes. — In: Lehrbuch der speziellen Zoologie. Bd 1. Teil. 2. Jena, Gustav Fisher, 1984, S. 341—442.
- Rees F. G. The ultrastructure of the fore-gut of the redia of *Parorchis acanthus* Nicoll (Digenea: Philophthalmidae) from the digestive gland of *Nucella lapillus* L. — Parasitology, 1983, vol. 87, N 1, p. 151—158.
- Rohde K. The nervous system of *Multicotyle purvisi* Dawes, 1941 (Aspidogastrea) and *Diaschistorchis multitesticularis* Rohde, 1962 (Digenea). — Z. Parasitenk., 1968a, Bd 30, H. 1, S. 78—94.
- Rohde K. Das Nervensystem der Cercarie von *Catantopis indica* Srivastava, 1935 (Digenea: Notocotylidae) und der geschlechtsreifen Form von *Diaschistorchis multitesticularis* Rohde, 1962 (Digenea: Pronocephalidae). — Z. Morph. Tiere., 1968b, Bd 62, H. 1, S. 77—102.
- Rohde K. Fine structure of the Monogenea, especially *Polystomoides* Ward. — Advances in Parasitology, 1975, vol. 13, p. 1—33.
- Shannon W. A., Bogitsh C. J. Cytochemical and biochemical observations on the digestive tracts of digenetic trematodes. V. Ultrastructure of *Schistosoma douthitti* gut. — Exper. Parasitol., 1969, vol. 26, N 3, p. 344—353.
- Williams J. B. The dimorphism of *Polystoma integerrimum* (Frölich) Rudolphi and its bearing on relationships within the Polystomatidae. I. — J. Helminthol., 1960, vol. 34, N 1—2, p. 151—192.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 20.01.1987

THE STRUCTURE OF THE PHARYNX IN TREMATODES AND PHYLOGENETIC RELATIONS BETWEEN TREMATODA AND TURBELLARIA

B. I. Joffe, G. K. Chubrik

SUMMARY

The pharynx structure was studied by light microscopy in 11 species of Trematoda (one from Aspidogastrea, 9 from Prosostomata, one from Gasterostomata). The morphological characters are described which were found in all species; some of them (the absence of longitudinal musculature in the wall of the pharynx lumen, the lack of pharynx glands) are related to parasitic mode of life. The presence of typical rosulate pharynx in Gasterostomata and some traits of the pharynx structure of trematodes in general witness to their relationship with the forms having rosulate pharynx (Typhloplanoida) rather than with Dalyellioida among the rhabdocoel turbellarians.

Вклейка к ст. Б. И. Иоффе и др.

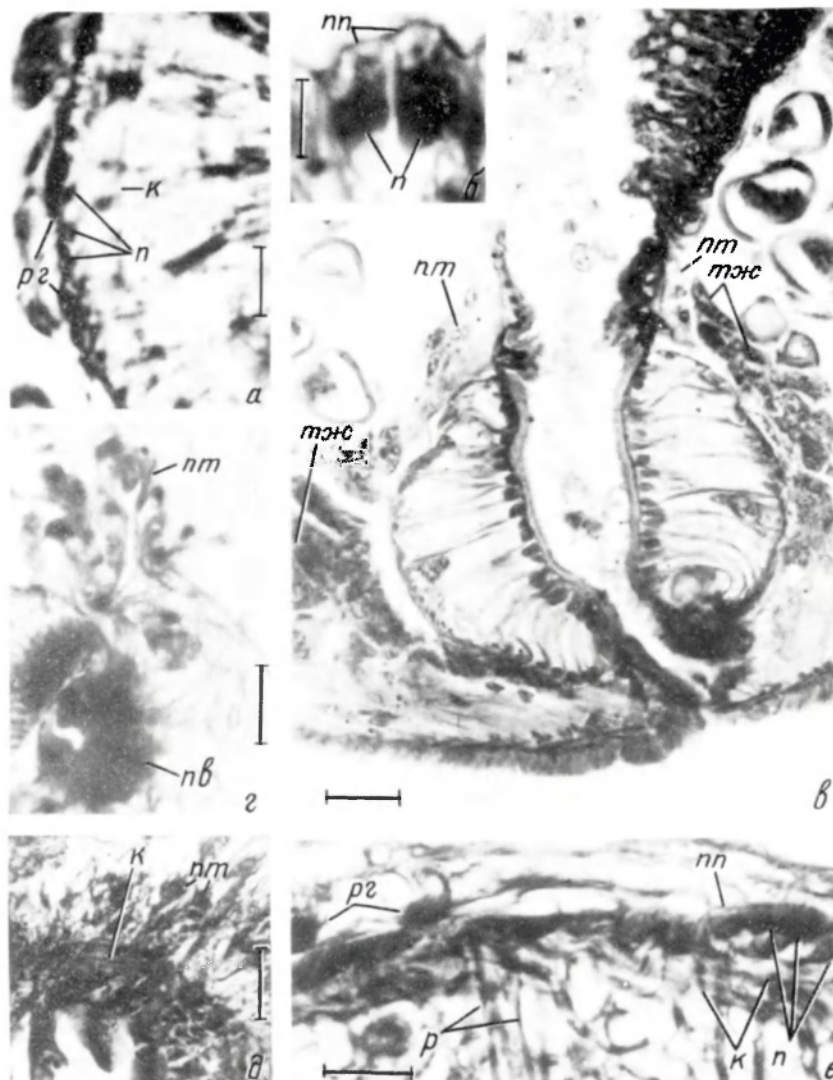


Рис. 2. Строение глотки трематод.

a — *P. nystali*, внутренняя стенка глотки; *б* — то же, *F. hepatica*; *в* — глотка *P. squamatus*; *г* — *F. felis*, клеточные тела эпителия глоточного канала и пищевода; *д* — то же, *F. hepatica*; *е* — *F. felis*, внутренняя стенка глотки. *nt* — погруженные тела эпителия глоточного канала и пищевода; *тжс* — клеточные тела желез ротового канала. Длина масштабной линейки: *a*, *б* — 5 мкм, *в* — 20 мкм, *г* — 50 мкм, *д* — 15 мкм, *е* — 10 мкм.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.